Hvilken betydning har jordas surhetsgrad for jordbunnsfaunaen?*

SIGMUND HÅGVAR

Både i Europa og deler av N-Amerika er nedbøren blitt betraktelig surere i løpet av de siste 20—30 årene. Dette skyldes hovedsakelig langtransporterte luftforurensninger fra industrien. Virkningen på livet i ferskvann har vært dramatisk, og i Tyskland fremtrer nå betydelige skogskader som også synes å være forårsaket av luftforurensninger.

I Skandinavia er det ennå et åpent spørsmål hvorvidt skogen og prosessene i jordbunnen er truet av sur nedbør. Når det gjelder jordbunnen, er det f.eks. uklart hvorvidt jorda som sådan virkelig er blitt surere som følge av sur nedbør. Mens vi fra ferskvann har gode surhets-data (pH-data) av gammel dato å sammenligne med, mangler vi stort sett gamle pH-målinger fra jord. Det er også et problem at jordas pH kan endres noe på naturlig vis, f.eks. ettersom et skogbestand vokser til og eldes. Svenske studier tyder imidlertid på at skogsjord er blitt surere i løpet av de siste 50—60 årene (Hallbäcken & Tamm 1986).

Mange studier er blitt utført i løpet av de siste 15 årene over *mulige* effekter av sur nedbør på jord og skog. Et av studiene har vært effekter av endret jord-pH på jordbunnsdyr. Motivasjonen for å innlemme jordbunnsdyrene i undersøkelsene har vært deres nytteverdi i nedbrytningsprosessene (se f.eks. Hågvar 1985). De fleste studier av denne typen har vært utført innen det norske prosjektet «Sur nedbørs virkning på skog og fisk» («SNSF-prosjektet»).

I det følgende vil jeg konsentrere meg om de såkalte «ekte» jordbunnsdyr, som gjennomfører hele livscyklus i jorda. Jeg utelater grupper som f.eks. bare har larvestadier i jorda samt de overflateaktive formene som bl.a. snegl og løpebiller.

METODIKK

I «Sur nedbør-prosjektet» ble tre ulike metoder benyttet:

1. Virkningen av kunstig surt regn og kalking

I gran- og furuskog ble det lagt ut et stort antall forsøksruter som ble vannet med kunstig surt regn over flere år. Hver rute fikk alltid en helt bestemt pH i «regnet», og vi hadde på hvert felt minst 3 ruter som fikk samme behandling. Det kunstige regnet ble laget ved at grunnvann ble pumpet opp og tilsatt kontrollerte mengder svovelsyre. Sterkeste behandling var pH 2. Ulike typer spredere ble benyttet (Fig. 1—3). På forsøksfeltene inngikk også «kontrollvannete» ruter som bare fikk rent grunnvann, og dessuten ruter kalket med $CaCO_3$ for å se effekten av å redusere jordas surhetsgrad. Også de kalkede rutene ble vannet med grunnvann, slik at alle behandlinger fikk samme vannmengde tilført. Dette var nødvendig for å utelukke eventuelle virkninger av vanntilførselen alene.

2. Kolonisering av steril jord med ulik pH

I et laboratorieforsøk ble små prøver av råhumus sterilisert med gamma-bestråling og «stilt inn» på ulike surhetsnivåer ved å gjennomvaske dem med tynn svovelsyre eller kalkvann ($Ca(OH)_2$). Deretter ble prøvene lagt tilbake i naturlig skogsjord. Hver dyreart hadde da tilbud om å vandre inn i, etablere seg, og evt. formere seg i jord av ulik surhetsgrad. Dette forsøket viser om jord-pH er en faktor som betyr noe for jordbunnsdyrene, eller om de er likegyldige overfor pH-nivået i jorda.

3. Dyrenes forekomst i naturlig jord av ulik pH

Dersom jordas surhetsgrad er en viktig faktor, bør også jordbunnsfaunaen være forskjellig i naturlig skogsjord av ulik pH, og de samme mønstre som fremkommer under pkt. 1—2 bør gjenspeiles i naturlige jordtyper. Studier av faunaen i forskjellige typer barskogsjord ble derfor sett på som en viktig kontroll av de eksperimentelle undersøkelsene.

RESULTATER

Feltforsøkene (pkt. 1) og koloniseringsforsøket (pkt. 2) gav stort sett sammenfallende resultater. Hovedkonklusjonene er satt opp i Tab. 1. Dataene fra encellete dyr, hjuldyr og nematoder er fra feltforsøkene (Stachurska-Hagen 1980), mens vi har data fra begge forsøk for de andre dyregruppene

*) Oppgitt prøveforelesning for den filosofiske doktorgrad ved Universitetet i Oslo.

Fauna 40, 64—72. Oslo 1987.

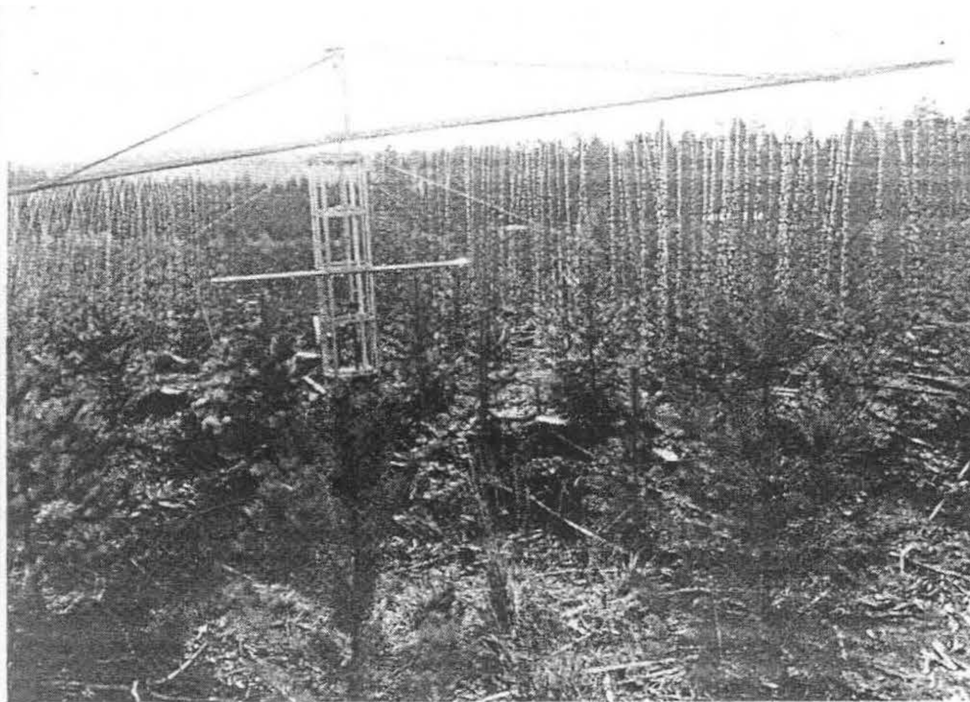


Fig. 1. Kunstig surt regn tilføres en sirkelrund forsøksrute med ungfuru.
Artificial acid rain is applied to a circular experimental plot with young pines.



Fig. 2. I gammel skog ble den kunstige sure nedbøren tilført med spredere fra bakken.
In old forest, the artificial acid rain was applied from the ground level.

(Hågvar & Abrahamsen 1980, Hågvar & Amundsen 1981, Hågvar & Kjøndal 1981, Abrahamsen 1983, Hågvar 1984a). Vi ser at for de fire øverste gruppene, fører både forsuring og kalking til en tilbakegang i antall dyr. Disse gruppene er tilpasset den surhetsgraden som de normalt lever under og reagerer negativt på enhver pH-endring i jorda. Bildet er mere komplekst for midd og spretthaler, idet vi finner alle typer reaksjoner både på forsuring og kalking. Hver art hadde imidlertid sitt typiske reaksjonsmønster, som gjentok seg i flere forsøk. Det må nevnes at reaksjoner bare ble påvist der behandlingen resulterte i en forandring av jord-pH. Ved sterkeste syrebehandling gikk mengden av både spretthaler og midd tilbake.

Studier i naturlig skogsjord (pkt. 3) bekrefter at arter av enchytraeider, midd og spretthaler stort sett viser de samme reaksjoner på ulik pH der som i de eksperimentelle undersøkelsene (Abrahamsen 1972a, Hågvar 1984b, Hågvar & Abrahamsen 1984).

Svenske og finske forsurings- og kalkingsforsøk støtter opp om dette bildet (bl.a. Bååth et al. 1980, Huhta et al. 1983, Huhta 1984, Vilkamaa & Huhta 1986). I de 3 siste undersøkelsene studerte man bl.a. effekten av visse gjødselstoffer som gav øket jord-

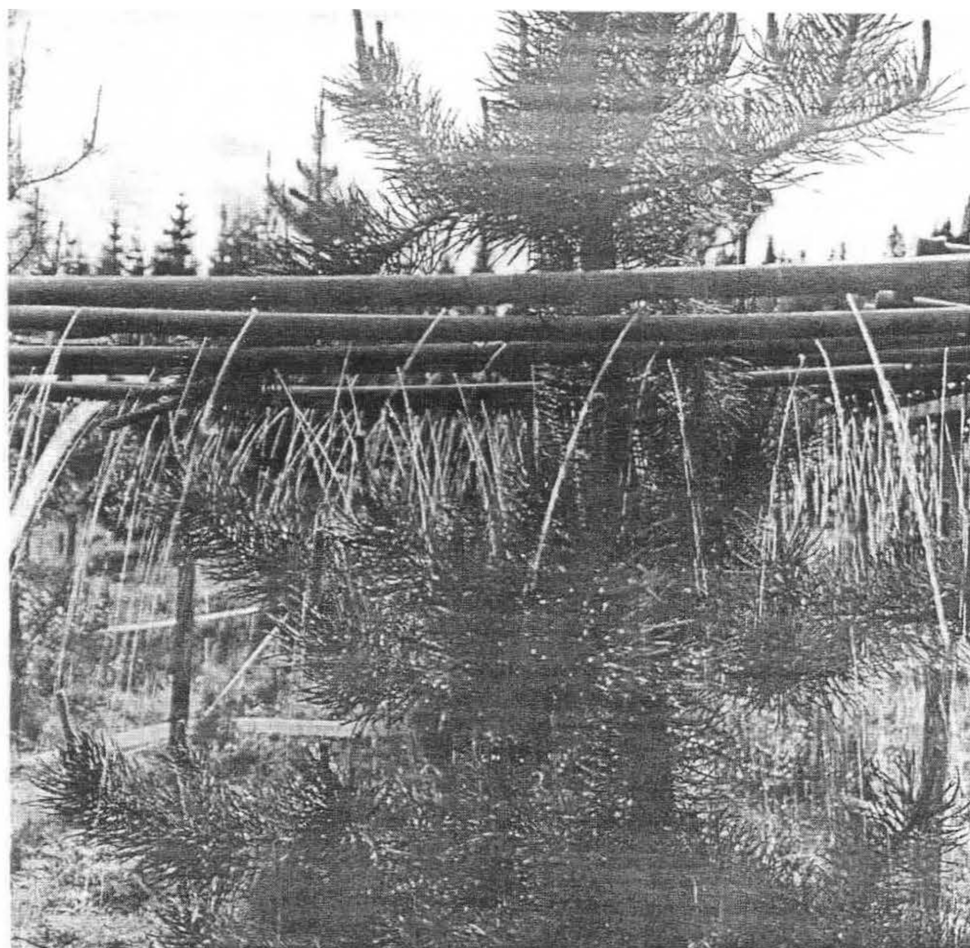


Fig. 3. Små forsøksruter ble vannet fra en transportabel ramme, som inneholdt perforerte slanger.
Small experimental plots were watered from a portable frame containing perforated tubes.

Tabell 1. Virkning av sterk forsuring og av kalking på ulike jordbunnsdyr. Tegnet + betyr økt individantall, og tegnet -betyr redusert individantall som følge av behandlingen. Tegn i parentes antyder ikke-signifikante tendenser.
The effect of strong acidification and of liming on different soil animals. The sign + means increased abundance, while the sign -means reduced abundance due to the treatment. Signs in brachets indicate non-significant trends.

Dyregruppe *Group of animals*	Forsuring *Acidification*		Kalking *Liming*	
Encellete dyr (Protozoa)				
Testacea	-	(mange arter)	-	(mange arter)
Ciliata	(-)			
Hjuldyr (Rotifera)	(-)		(-)	
Nematoder	(-)		(-)	
Enchytraeider (Hovedsakelig 1 art)	-		-	
Midd (Acari)				
Antall totalt	- +		-	
På artsnivå	-	(9 arter)	-	(17 arter)
	+	(8 arter)	+	(3 arter)
Collemboler (Spretthaler)				
Antall totalt	- +		-	
På artsnivå	-	(7 arter)	-	(7 arter)
	+	(6 arter)	+	(5 arter)

pH.. Virkningen på enchytraeider, spretthaler og midd var omtrent den samme dersom jord-pH ble øket ved kalking. Dette tyder på at det hovedsakelig er endret jord-pH, og ikke gjødselstoffene, som dyrene har reagert på.

Vi kan konkludere med at jordas surhetsgrad (eller evt. ukjente faktorer som har nær sammenheng med den) ser ut til å ha stor generell betydning for jordbunnsfaunaen. Vi kan i dag forutsi reaksjonene hos en rekke arter. For spretthaler og midd er reaksjonene på endret jord-pH nærmere diskutert av Hågvar (1984c). Meitemark var ikke inkludert i de refererte undersøkelsene, men det er velkjent at mange meitemark-arter har strenge krav til jordas pH, og de sureste jordtypene inneholder få eller ingen meitemark.

FORKLARINGER/HYPOTESER

Hvordan kan vi så *forklare* disse reaksjonene? Her må det straks innrømmes at vi har ingen sikre og detaljerte forklaringer på hvorfor jordas surhetsgrad står i sammenheng med forekomst og mengde av ulike jordbunnsdyr. Vi må i det følgende basere oss på å diskutere ulike hypoteser. Disse hypotesene faller naturlig i to grupper: For det første mulige direkte effekter av *fysiologisk* art, og for det andre mere *indirekte* virkninger via næringstilgang, predasjon eller konkurranse.

Før vi går løs på hypotesene, må vi ha klart for oss hva jord-pH er, og dessuten si litt om de ulike dyregruppers levevis.

Hva er jord-pH?

Jordas surhetsgrad er et uttrykk for mengden H^+-ioner i jordvæsken. Den måles i en oppslemming av jord i vann. pH-skalaen går fra 0 til 14, der midten (pH 7) angir en nøytral løsning. Verdier mindre enn 7 kaller vi for sure. Norske jordtyper varierer i pH fra ca. 3,5 til omkring 7. Skalaen er logaritmisk, slik at en væske med pH 3 er 10 ganger surere enn pH 4. Jordas pH bestemmes i høy grad av de faste bestanddelene i jorda og bl.a. innholdet av kalsium. Men i strengeste forstand er pH en egenskap ved jordvæsken.

Fysiologiske forklaringer

Klare fysiologiske effekter av endret jord-pH kan først og fremst tenkes hos de dyregrupper som har mest *direkte* kontakt med jordvannet. Tab. 2 viser hvilke dyregrupper som hhv. graver og ikke graver seg fram i jorda. De ikke-gravende er enten henvist til de luftfylte hulrommene (og har en vannavstøtende overflate), eller de svømmer omkring i de vannfylte hulrommene. Direkte fysiologiske virkninger kan først og fremst tenkes hos de rent vannlevende formene, og dernest hos de gravende formene der huden hele tiden er fuktet av jordvannet.

Alle ferskvannsdyr har et fysiologisk problem: De mister salt til det omgivende vannet. På grunn av osmose diffunderer vann hele tiden inn i dyret, og ved utskillelsen av vannet tapes alltid noe salt. Dyrene må derfor drive et kontinuerlig saltopptak fra vannet. Dette skjer i gjellene ved ionebytte mot

Tabell 2. En enkel inndeling av en del jordbunnsdyr i gravende og ikke-gravende former. De ikke-gravende lever enten i luftfylte eller vannfylte hulrom.
A simple classification of some soil animals into digging and non-digging forms. The non-digging animals live either in air-filled or water-filled cavities.

Gravende dyr *Digging animals*	Ikke gravende dyr *Animals unable to dig*	
	Luftfylte hulrom *Air-filled cavities*	Vannfylte hulrom *Water-filled cavities*
Meitemark (Lumbricidae)		
Tusenbein (Diplopoda)	Spretthaler (Collembola)	Encellete dyr (Protozoa)
Store enchytrae-ider *Large Enchytraeidae*	Midd (Acari)	Hjuldyr (Rotifera)
	Store nematoder *Large Nematoda*	Små nematoder *Small Nematoda*
		Små enchytraeider *Small Enchytraeidae*

en sterk konsentrasjonsgradient og krever energi. I surt vann med store konsentrasjoner av H $^+$-ioner får fisk økte problemer med saltopptaket, og dessuten blir celleveggene «utette» slik at salt lekker ut. Økt løselighet av aluminium i surt vann vanskeliggjør saltopptaket ytterligere. Fisk dør i surt vann hovedsakelig p.g.a. saltmangel (Fugelli &, Vislie 1980, Muniz & Leivestad 1980, Rosseland 1980). Også for krepsdyr og insektlarver er det påvist redusert saltopptak i surt vann, med forsterkende effekt av aluminium (Potts & Fryer 1979, Staurnes et al. 1982). Innen sur-nedbør prosjektet har Stachurska-Hagen (1980) vist at kunstig forsuring ser ut til å redusere antallet av tre grupper av små, vannlevende jordbunnsdyr: Encellete dyr, hjuldyr og nematoder. For disse gruppene vil jeg anta at salt-tap i surt jordvann kan være en viktig del av forklaringen.

En gruppe av encellete dyr, de skallbærende amøber (Testacea), er klassiske m.h.t. avhengighet av jord-pH. Fig. 4 fra Bonnet (1961) viser de enkelte arters forekomst som funksjon av jord-pH. Heal (1964) studerte nærmere en art som bare forekom ved pH-verdier over 4.5 og fant at dyrene ikke var i stand til å dele seg i surere vann. Han kunne også vise at denne reaksjonen var knyttet direkte til pH og ikke endringer i Ca og bikarbonat, som gjerne følger pH-endringene.

Hos større, vannlevende jordbunnsdyr som nematoder og enchytraeider kan man lett studere den direkte effekten av lav pH ved å legge dem i svake syreoppløsninger. Enchytraeiden *Cognettia sphagnetorum* overlevde lenge i vann av pH 5.6 og 4, men døde raskt ut i surere vann (Fig. 5) (Hågvar & Abrahamsen 1977). Nærmere fysiologiske studier av dyrene ble ikke gjort, men det osmotiske poten-

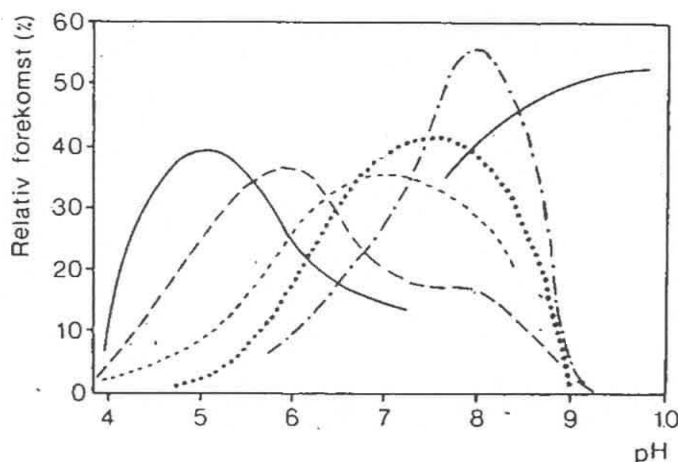


Fig. 4. Relativ forekomst av ulike arter av skallbærende amøber (Testacea) ved ulike pH-nivåer i jord. Hver art har sitt optimumsområde. Omtegnet fra Bonnet (1961). *Relative occurrence of Testacea (Protozoa, amoebae) species at different pH-levels of the soil. Each species has its preference area. Redrawn from Bonnet (1961).*

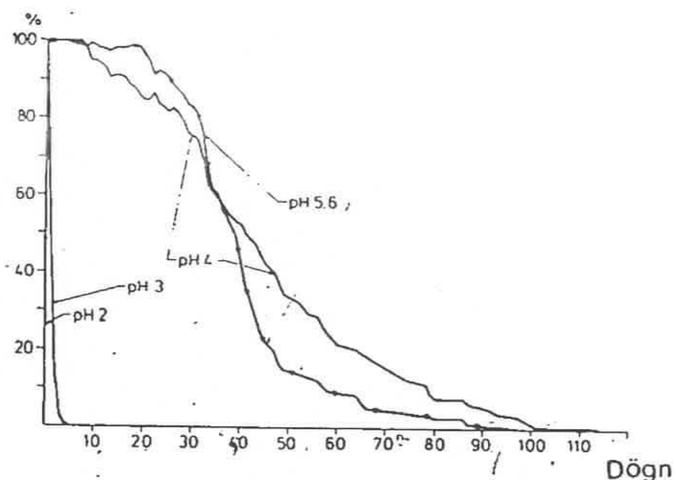


Fig. 5. Overlevelseskurver for enchytraeiden *Cognettia sphagnetorum* i destillert vann (pH 5.6) og i vann tilsatt svovelsyre til pH 4, 3 og 2. Det osmotiske potensialet i vannet ble holdt optimalt ved tilsetting av salt. *Survival curves for the enchytraeid Cognettia sphagnetorum in distilled water (pH 5.6) and in water added sulphuric acid to pH 4, 3 and 2. The osmotic conditions were kept optimal by adding NaCl.*

sialet i vannet ble holdt optimalt ved tilsetting av NaCl. Denne tilsettingen burde øke dyrenes evne til å ta opp salt i surt vann, men virkningen av vann med pH 3 og lavere var likevel drastisk. Dette kan tyde på at andre, ukjente mekanismer også er virksomme ved lav pH.

Tilsvarende forsøk er gjort med nematoder (Soroczan & Krauze 1975). Nicholas (1984) nevner flere eksempler på øvre og nedre pH-toleranser for ulike nematode-arter.

Meitemark er velkjente med hensyn til deres avhengighet av jord-pH. Mange arter krever høy pH, noen finnes bare i relativt sur jord og andre er generalister (Satchell 1955). Artsantallet avtar sterkt når jord-pH kommer ned mot 4. I blåbærgranskog med pH ca. 4 i råhumuslaget finnes bare 1—2 arter, og tettheten er lav (20—30 dyr pr. m^2, Abrahamsen 1972b).

Forsøk utført av Laverack (1961) viser at meitemark kan «sanse» pH-nivået med hode-enden. Han dyppet hodet til marken i ulike pH-løsninger og målte hvor lang tid det tok før hodet trakk seg tilbake. Fig. 6 viser at ulike arter reagerte forskjellig, og hver arts toleranseverdier stemte med deres toleranser under feltforhold. Det var også mulig å måle elektrisk aktivitet i segmentnervene mens dyrene ble overspylt med bufferløsninger av ulik pH. Signalene i nervene ble sterkere ved surere løsninger, og terskelverdiene for de enkelte arter stemte med reaksjonene i tilbaketrekkingsforsøket (Fig. 7). Således har *Allolobophora longa* en terskelverdi på pH 4.4—4.6 og *Lumbricus rubellus* på pH 3.8—4.0. Laverack (1961) gjorde også forsøk med mark

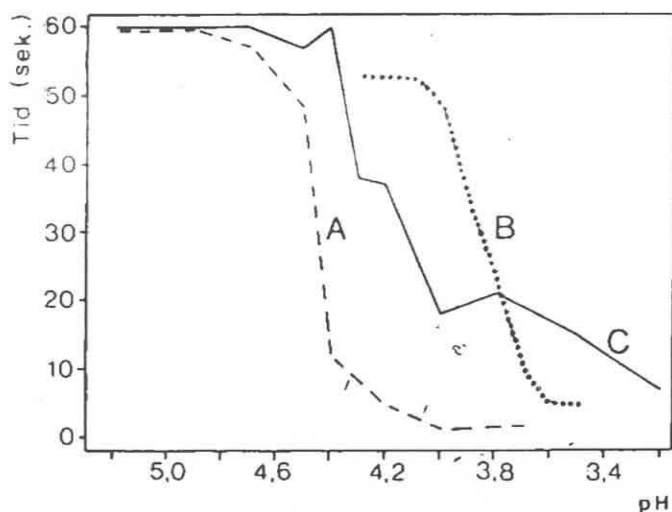


Fig. 6: Antall sekunder som tre meitemarker brukte på å trekke hodeenden vekk fra bufferløsninger av ulik pH. A = *Allolobophora longa*, B = Lumbricus rubellus, C = *Lumbricus terrestris*. Omtegnet fra Laverack (1961).
The time taken (in seconds) to withdraw the prostomium from buffered pH solutions in three species of earthworms. A = Allolobophora longa, B = Lumbricus rubellus, C = Lumbricus terrestris. Redrawn from Laverack (1961).

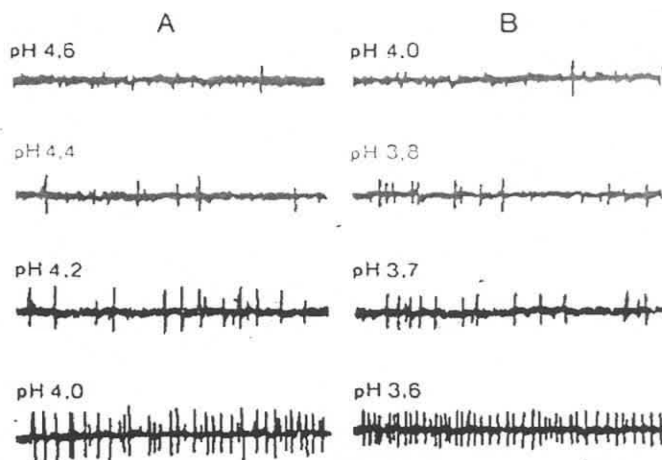


Fig. 7. Elektrisk aktivitet i segmentnervene til to meitemarker mens de ble overspylt med bufferløsninger av ulik pH. Store og hyppige utslag viser sterk reaksjon på vedkommende pH. Omtegnet fra Satchell (1960).
Electrical activity in segmental nerves of two earthworms while being flooded by buffer solutions of different pH. Large and frequent oscilloscope recordings indicate a strong reaction to the relevant pH. Redrawn from Satchell (1960).

som ble plassert på jord som var surere enn arten forekom naturlig i. Først søkte marken aktivt for å komme vekk. Deretter ble den liggende på overflaten uten å ville grave seg ned og uten å ta næring til seg. Etter en tid døde den.

Tusenbein inneholder kalsium i det ytre skjelettet, og noen arter er bundet til kalsium-rike jordtyper med høy pH. Kombinert med dette kommer ofte spesielle krav til fuktighet og strøtype (Wallwork 1970).

Øvre toleransegrenser for jord-pH finnes hos mange jordbunnsdyr. Dette er vanskelig å forklare fysiologisk og kan like godt stå i sammenheng med andre årsaker, som næringstilgang eller konkurranse. I kalkingsforsøk kan man imidlertid tenke seg at visse dyr får osmotiske problemer i nærkontakt med kalkpartikler.

Også for de dyregrupper som er knyttet til de luftfylte hulrommene i jorda (f.eks. midd og collemboler) er det som nevnt påvist klare effekter av endret jord-pH. Disse dyrene har en vann-avstøtende overflate, og det er vanskelig å tenke seg direkte effekter av jordvannets pH. Laboratorieforsøk har imidlertid vist at underlagets pH virker inn på viktige populasjonsregulerende faktorer som eggantall, eggleggingsperiode, % klekket, utviklingstid og dyrenes livslengde (Maclagan 1932, Ashraf 1969, Hutson 1978). Dette gjelder selv om næring er i overflod. Mertens (1975) laget en pH-gradient på et agar-underlag og fant at individer av en collembol-art *(Orchesella villosa)* raskt forlot høye og lave pH-verdier og samlet seg omkring nøytralpunktet (pH 7).

Ferske undersøkelser av Eisenbeis (pers. medd.) i Tyskland kan muligens bidra til å forklare disse reaksjonene. Selv ved 98—100% relativ fuktighet mister collembolene noe vann ved respirasjon, og dyrene må stadig oppta vann fra underlaget. Dette skjer ikke via munnen, men via den såkalte buktuben under dyret. Collembolen *Tomocerus flavescens* opptok lettest vann ved pH 5—6 og langsommere ved lavere og høyere pH. Ved pH 3 eller surere var dyrene generelt lite villige til å ta opp vann og avbrøt stadig vannopptaket. Det er således mulig at vannopptaket hos collembolene kan forstyrres ved ekstreme pH-verdier, særlig i tørre perioder der behovet for vannopptak er stort.

Næring

Vi går så over til å diskutere eventuelle *indirekte* effekter av endret jord-pH. Næringstilgang er generelt en viktig populasjonsbegrensende faktor. Både i svenske og norske forsuringsforsøk har bakteriebiomassen i jorda gått tilbake (Bååth et al. 1979 og 1980). Dette kan være medvirkende årsak til reduksjonen av visse bakteriespisende dyr, som encellete dyr og nematoder (Stachurska-Hagen 1980). I norske forsuringsforsøk er soppmengden i jorda ikke signifikant endret (Bååth et al. 1979), men artssammensetning og produksjonsevnen hos soppen er ikke studert. Vi har foreløpig ingen holde-

punkt for sammenhenger mellom sopp-produksjon og tetthetsendringer hos soppspisende collemboler og midd. Ulike sopp-spisende arter reagerte også forskjellig på forsuring (Hågvar 1984c).

Predasjon

Det blir ofte antatt at de store rovmiddene (gruppen Gamasina) kan ha en kontrollerende effekt på spretthalepopulasjonene. I DDT-behandlet jord har man påvist at rovmiddene går tilbake, samtidig som spretthalene øker i antall (Sheals 1956, Edwards et al. 1967). Forsuringsforsøkene har imidlertid ikke virket entydig inn på rovmiddene. Dessuten er det ofte dyptlevende spretthalearter som har økt i antall, mens rovmiddene er bundet til de øvre jordlag (Hågvar 1984a).

Aldersfordeling og populasjonsvekst

I forsurings- og kalkingsforsøk var det ofte slik at der hvor en art var tallrik, var også andelen av ungdyr høy (Hågvar & Abrahamsen 1980, Hågvar & Amundsen 1981). For å undersøke om en populasjons vekstevne sto i *direkte* relasjon til underlagets pH, ble det gjort laboratorieforsøk med 2 arter som i gjentatte forsøk hadde økt i antall i forsuret jord (spretthalen *Mesaphorura yosii* og den astigmate midden *Schwiebea* cf. *nova*). Små populasjoner på 20 dyr fikk lov å vokse alene og uforstyrret i råhumus som var innstilt på tre ulike pH-nivåer. Arten er da ikke utsatt for predasjon eller konkurranse fra andre arter. Forbausende nok viste det seg at begge artene forplantet seg raskest ved det høyeste pH-nivået når de var alene, altså motsatt reaksjon enn i de forsøkene hvor de var sammen med resten av faunaen.

Konkurranse?

Dette forsøket viser at det ikke er noen enkel sammenheng mellom jord-pH og artenes individantall. Når utfallet avhenger av om andre arter er tilstede eller ikke, dukker konkurranse opp som en mulig forklaring. Man kan tenke seg at en art isolert sett foretrekker f.eks. høy pH, men at den lett utkonkurreres av andre arter under slike betingelser. Ved lavere pH kan artens konkurranseevne være bedre, selv om arten da fjerner seg noe fra sin «favoritt-pH». Det er vist at nærvær av en annen midd- eller spretthaleart kan påvirke en arts populasjonsvekst (Nygard & Solberg 1985) eller vertikalfordeling (Anderson 1978), selv om den «forstyrrende» arten ikke er en predator.

De artene som har reagert likt i forsuringsforsøkene har ofte hatt helt forskjellig økologi, inkludert næring. Likevel er det én samlende faktor: Ved forsuring av skogsjord som fra naturens side allerede er ganske sur, er det de *vanligste* artene som øker i antall. Det virker som om konkurranseevnen til disse artene er knyttet til jordas surhetsgrad.

Feltforsøkene viser at sammensetningen av spretthale- og middsamfunnet undergår karakteristiske endringer fra kalket jord med høy pH, via kontrollruter til sterkt forsuret jord (Fig. 8—9). Visse arter eller grupper øker sin dominans, mens andre trenges tilbake.

KONKLUSJON

Vi vet i dag en god del om hvordan jordbunnsdyr reagerer på endringer i jordas surhetsgrad. Mange arter viser karakteristiske reaksjoner, og midd- og spretthalesamfunnet ser ut til å endres etter bestemte mønstre. Forklaringene er på hypotesesta-

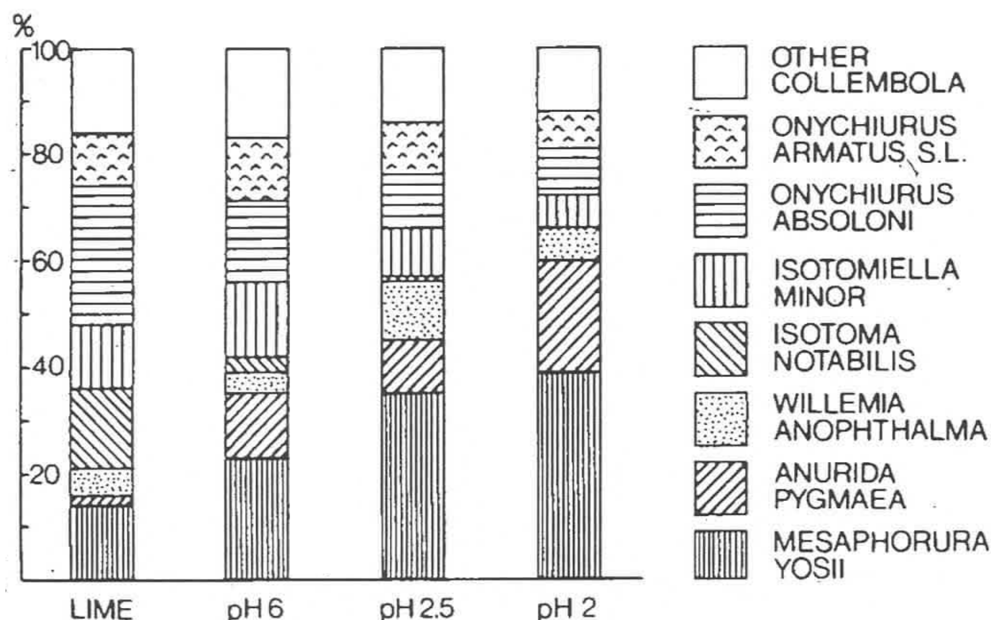


Fig. 8. Virkningen av kalk (lime) og to styrker av kunstig surt regn (pH 2.5 og 2) på sammensetningen av spretthalesamfunnet (collemboler). «Regn» av pH 6 er rent grunnvann, hvilket utgjør kontrollen i forsøket. Flere arter endrer sin dominans med økende forsuring (fra venstre mot høyre). *The effect of lime and two concentrations of artificial acid rain (pH 2.5 and 2) on the composition of the community of Collembola. «Rain» of pH 6 is pure ground water, which represents the control. Several species change their dominance with increased acidification (from left to right).*

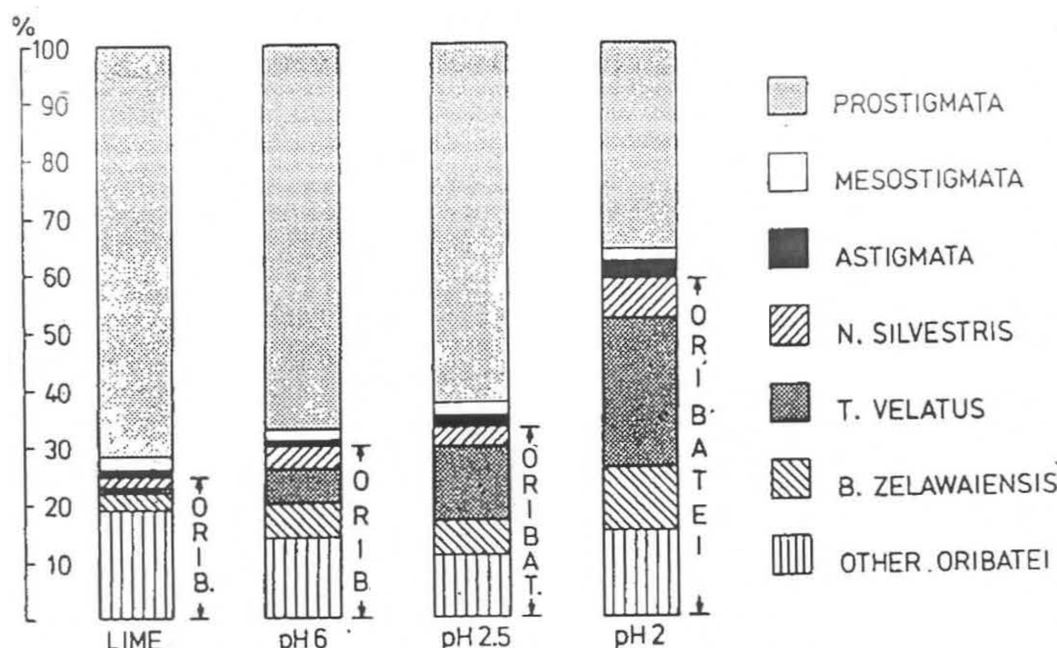


Fig. 9. Virkningen av kalking og forsuring på sammensetningen av middsamfunnet (forklaring som i Fig. 8). Med økende forsuring øker gruppen oribatider sin dominans sterkt. Prostigmate midd får sin dominans tilsvarende redusert.
The effect of lime and acidification on the composition of the mite (Acari) community (explanation as in Fig. 8). While oribatid mites increase their dominance by strong acidification, the Prostigmata fraction is correspondingly reduced.

diet, men konkurranse kan vise seg å være et nøkkelbegrep. Vi vet dessverre ikke nok om dyrenes rolle til å kunne forutsi hvilke konsekvenser slike faunaendringer kan ha for nedbrytningsprosessene i jorda. Disse studiene viser godt hvordan anvendte problemstillinger stopper opp av mangel på grunnleggende kunnskap. For å komme videre trengs neppe flere forsuringsforsøk, men heller økt grunnforskning omkring jordbunnsdyrenes økologi.

LITTERATUR

Abrahamsen, G. 1972a. Ecological study of Enchytraeidae (Oligochaeta) in Norwegian coniferous forest soils. *Pedobiologia 12,* 26—82.

Abrahamsen, G. 1972b. Ecological study of Lumbricidae (Oligochaeta) in Norwegian coniferous forest soils. *Pedobiologia 12,* 267—281.

Abrahamsen, G. 1983. Effects of lime and artificial acid rain on the enchytraeid (Oligochaeta) fauna in coniferous forest. *Holarct. Ecol. 6,* 247—254.

Anderson, J.M. 1978. Competition between two unrelated species of soil Cryptostigmata (Acari) in experimental-microcosms. *J. Anim. Ecol. 47,* 787—803.

Ashraf, M. 1969. Studies on the biology of Collembola. *Rev. Ecol. Biol. Sol. 6,* 337—347.

Bååth, E., Lundgren, B. & Söderström, B. 1979. Effects of artificial acid rain on microbial activity and biomass. *Bull. Environ. Contam. Toxicol. 23,* 737—740.

Bååth, E., Berg, B., Lohm, U., Lundgren, G., Lundkvist, H., Rosswall, T., Söderström, B. & Wirén, A. 1980. Effects of experimental acidification and liming on soil organisms and decomposition in a Scots pine forest. *Pedobiologia 20,* 85—100.

Bonnet, L. 1961. Caracteres généraux des populations thécamoebiennes endogées. *Pedobiologia 1,* 6—24.

Edwards, C.A., Dennis, E.B. & Empson, D.W. 1967. Pesticides and the soil fauna: effects of aldrin and DDT in an arable field. *Ann. appl. biol. 60,* 11—22.

Fugelli, K. & Vislie, T. 1980. Physiological responses to acid water in fish. 1. Effects from changes in plasma osmolality and ion concentration on heart ventricle water content and intracellular concentrations of K^+ and taurine in the brown trout *(Salmo trutta L.).* In: Drabløs, D. & Tollan, A. (eds.) *Ecological impact of acid precipitation.* Proceedings of an international conference, Sandefjord, Norway, March 11—14, 1980, pp. 346—347.

Hågvar, S. 1984a. Effects of liming and artificial acid rain on Collembola and Protura in coniferous forest. *Pedobiologia 27,* 341—354.

Hågvar, S. 1984b. Six common mite species (Acari) in Norwegian coniferous forest soils: Relations to vegetation types and soil characteristics. *Pedobiologia 27,* 355—364.

Hågvar, S. 1984c. Ecological studies of microarthropods in forest soils, with emphasis on relations to soil acidity. Introduction to doctoral dissertation, Norwegian Forest Research Institute, ISBN 82-7169-321-2. 35 pp.

Hågvar, S. 1985. Spretthaler og midd; to viktige grupper av jordbunnsdyr. *Fauna 38,* 63—71.

Hågvar, S. & Abrahamsen, G. 1977. Eksperimentelle forsuringsforsøk i skoeg. 5. Jordbunnszoologiske undersøkelser. Prosjektet «Sur nedbørs virkning på skog og fisk». *Intern Rapport 32/77,* 47 pp.

Hågvar, S. & Abrahamsen, G. 1980. Colonisation by Enchytraeidae, Collembola and Acari in sterile soil samples with adjusted pH levels. *Oikos 34,* 245—258.

Hågvar, S. & Amundsen, T. 1981. Effects of liming and artificial acid rain on the mite (Acari) fauna in coniferous forest. *Oikos 37,* 7—20.

Hågvar, S. & Kjøndal, B.R. 1981. Effects of artificial acid rain on the microarthropod fauna in decomposing birch leaves. *Pedobiologia 22,* 409—422.

Hågvar, S. & Abrahamsen, G. 1984. Collembola in Norwegian coniferous forest soils III. Relations to soil chemistry. *Pedobiologia 27,* 331—339.

Hallbäcken, L. & Tamm, C.O. 1986. Changes in soil acidity from 1927 to 1982—1984 in a forest area of south-west Sweden. *Scand. J. For. Res. 1,* 219—232.
Heal, O.W. 1964. Observations on the seasonal and spatial distribution of Testacea (Protozoa: Rhizopoda) in *Sphagnum. J. Anim. Ecol. 33,* 395—412.
Huhta, V. 1984. Response of *Cognettia sphagnetorum* (Enchytraeidae) to manipulation of pH and nutrient status in coniferous forest soil. *Pedobiologia 27,* 245—260.
Huhta, V., Hyvönen, R., Koskenniemi, A. & Vilkamaa, P. 1983. Role of pH in the effect of fertilization on Nematoda, Oligochaeta and microarthropods. In: Lebrun, Ph., André, H.M., De Medts, A., Grégoire-Wibo, C. & Wauthy, G. (eds.). *New Trends in Soil Biology.* Proceedings of the VIII. Int. Colloquium of Soil Zoology, Louvain-la-Neuve, Dieu- Brichart, pp. 61—73.
Hutson, B.R. 1978. Influence of pH, temperature and salinity on the fecundity and longevity of four species of Collembola. *Pedobiologia 18,* 163—179.
Laverack, M.S. 1961. Tactile and chemical perception in earthworms — II. Responses to acid pH solutions. *Comp. Biochem. Physiol. 2,* 22—34.
Maclagan, D.S. 1932. An ecological study of the «Lucerne flea» (*Sminthurus viridis* L.). I. *Bull. ent. Res. 23,* 101—145.
Mertens, J. 1975. L'influence du facteur pH sur le comportement de *Orchesella villosa* (Geoffroy, 1764). (Collembola, Insecta). *Ann. Soc. Roy. Zool. Belg. 105,* 45—52.
Muniz, I.P. & Leivestad, H. 1980. Toxic effects of aluminium on the brown trout, *Salmo trutta* L. In: Drabløs, D. & Tollan, A. (eds.) *Ecological impact of acid precipitation.* Proceedings of an international conference, Sandefjord, Norway, March 11—14, 1980, pp. 320—321.
Nicholas, W.L. 1984. *The biology of free-living nematodes. Second edition.* Oxford, Clarendon Press. 256 pp.
Nygard, J. & Solberg, J. 1985. Laboratoriestudie av konkurranse mellom fire jordlevende collembolarter. *Hovedfagsoppgave i terrestrisk økologi, Universitetet i Oslo,* 85 pp.
Potts, W.T.W. & Fryer, G. 1979. The effects of pH and salt content on sodium balance in *Daphnia magna* and *Acantholeberis curvirostris* (Crustacea: Cladocera). *J. comp. Physiol. 129,* 289—294.
Rosseland, B.O. 1980. Physiological responses to acid water in fish. 2: Effects of acid water on metabolism and gill ventilation in brown trout, *Salmo trutta* L., and brook trout, *Salvelinus fontinalis* Mitchill. In: Drabløs, D. & Tollan, A. (eds.) *Ecological impact of acid precipitation.* Proceedings of an international conference, Sandefjord, Norway, March 11—14, 1980, pp. 348—349.
Satchell, J.E. 1955. Some aspects of earthworm ecology. In: Kevan, D.K. McE. (ed.) *Soil zoology.* Butterworths, London, pp. 180—201.
Satchell, J.E. 1960. Earthworms and soil fertility. *New Scient. 7,* 79—81.
Sheals, J.G. 1956. Soil population studies. I. The effects of cultivation and treatment with insecticides. *Bull. ent. res. 47,* 803—822.
Soroczan, W. & Krauze, M. 1975. The effect of pH and mineral salt concentration of the medium under laboratory conditions on the survival of the roundworm *Rhabditis strongyloides* Schneider, 1886. *Ann. Univ. Mariae Curie – Sklodowska, D.D. Med. Vet. 28,* 207—214.
Stachurska-Hagen, T. 1980. Acidification experiments in conifer forest. 8. Effects of acidification and liming on some soil animals: Protozoa, Rotifera and Nematoda. Project «Effect of acid precipitation on forest and fish». *Internal Report 74/80,* 23 pp.
Staurnes, M., Martini, S. & Bremdal, S. 1982. Effekter av surt vann og aluminium på Na $^{+}$ og Cl^{-} konsentrasjonen i kroppsvæsken hos marflo og noen insektlarver. *Stensil fra møte om sur nedbør (SI/NIVA), 6.-7. desember 1982.* 1 p.
Vilkamaa, P. & Huhta, V. 1986. Effects of fertilization and pH on communities of Collembola in pine forest soil. *Ann. Zool. Fenn. 23,* 167—174.
Wallwork, J.A. 1970. *Ecology of soil animals.* London, McGraw-Hill. 283 pp.

ABSTRACT

Hågvar, S. 1987. What is the importance of soil acidity for the soil fauna? *Fauna 40,* 64—72.

Field and laboratory experiments with artificial acid rain and liming have shown that many species and groups of soil animals are affected when the soil acidity is changed. In the most common forest type of Norway (spruce with blueberry in the field layer), species of Protozoa, Rotatoria, Nematoda and Enchytraeidae were generally reduced in abundance by both raised and reduced soil pH. More complex reactions were noted among springtails (Collembola) and mites (Acari): certain species were «acidophilic», other «calciophilic», and some reacted negatively to any change in acidity. The reactions usually corresponded to the distribution of the species in natural soils of different acidity.

It is suggested that water-living soil animals may get problems with the uptake of salt in very acid soils, as such effects have been demonstrated for fresh water invertebrates. Certain studies also indicate a direct influence of soil pH on air-breathing soil animals as springtails, for instance by affecting their water uptake through the ventral tube. Several experiments have shown that earthworms have special tolerance limits to soil acidity, and that they avoid unfavourable pH levels. Laboratory experiments with springtails and mites indicate that their competition success may be related to soil pH.

Sigmund Hågvar, Norwegian Forest Research Institute, N-1432 Ås-NLH, Norway.